

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Biologie

Biologie



Michaela Křenková

Vliv endogenních a exogenních faktorů na morfologii lidské lebky

Influence of endogenous and exogenous factors on the human skull morphology

Bakalářská práce

Vedoucí práce: RNDr. Šárka Bejdová, Ph.D.

Praha, 2019

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného titulu.

V Praze, 13.8.2019

Podpis

Poděkování

Touto cestou bych chtěla poděkovat RNDr. Šárce Bejdové, Ph.D. za velkou trpělivost a cenné rady a poskytnuté materiály, které výrazně přispěly k napsání této práce. V neposlední řadě bych ráda poděkovala své rodině za podporu při studiu.

Abstrakt

Na variabilitu morfologie lidské lebky působí neutrální evoluční procesy jako je genetický drift, genový tok nebo mutace, ale také environmentální faktory, mezi které patří okolní teplota a vlhkost vzduchu a charakter stravy, zejména její tuhost. Na jednotlivé části i větší útvary lebky působí tyto faktory různou měrou. Klima konkrétně ovlivňuje především tvar a velikost střední části obličeje, především na nosní dutinu, zatímco strava působí převážně na dolní čelist, objem žvýkacích svalů a přilehlých oblastí. Naopak kost spánková a spodina lebeční dobře reflektuje genetické vzdálenosti a je tedy spolehlivým ukazatelem populační historie. Není ale možné přesně určit míru vlivu těchto faktorů, protože jednotlivé části se mohou měnit i v závislosti na ostatních částech lebky, čímž se značně ztěžuje správné určení těchto faktorů.

Klíčová slova: morfologie, lidská lebka, klima, strava, subsistenční strategie, genetické faktory, původ

Abstract

Variability of human skull morphology is affected by neutral evolution processes such as genetic drift, gene flow or mutation, as well as environmental factors, which includes air temperature and humidity and type of diet, especially its toughness. These factors act differently on individual parts and larger formations of the skull. Climate mainly influences the shape and size of the middle face, concretely nasal cavity. Diet affects the mandible, the volume of the chewing muscles and adjacent areas. On the other hand, the temporal bone and cranial base reflects genetic distances and therefore is a reliable indicator of population history. However, it is not possible to determine precisely the extent of the influence of these factors, because individual parts may vary depending on the other parts of the skull, thereby making it difficult to determine these factors correctly.

Key words: morphology, human skull, climate, diet, subsistence strategy, genetic factors, ancestry

Obsah

1. Úvod	7
2. Modularita	8
3. Endogenní faktory	10
4. Exogenní faktory	13
4.1. Klimatické podmínky	13
4.2. Charakter stravy.....	19
5. Populační afinita	25
6. Závěr	28
7. Seznam použité literatury	29

1. Úvod

Lebka je nejsložitější a nejkompexnější strukturou lidské kostry (Martínez-Abadías et al., 2009; Smith, 2009). Je to komplikovaný systém kostí, které jsou spojeny švy a synchondrózami, umožňující drobné pohyby (Basili et al., 2009). Lidská lebka se skládá ze dvou hlavních částí. Z mozkovny (*neurocranium*) a obličejové části (*splanchnocranium*). Mozkovna se dále skládá ze spodiny lebeční (*basicranium*) a klenby lebeční (*calvaria*) (Friede, 1981; Tubbs et al., 2011).

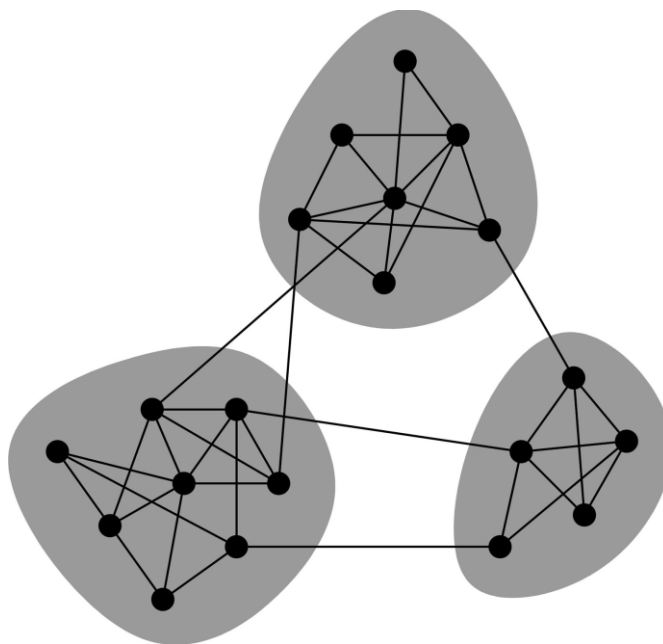
Variabilita morfologie lebky je závislá na mnoha vnitřních i vnějších faktorech (Ermakov et al., 2010; Jelenkovic et al., 2008), které působí na celkový tvar lebky i na její jednotlivé části (Esteve-Altava et al., 2013). Ovlivňují ji neutrální evoluční procesy jako je mutace, genový tok a genetický drift, ale také přírodní výběr a fenotypová plasticita (Djordjevic et al., 2016; Harvati a Weaver, 2006). Posuzování variability jednotlivých částí lebky komplikuje fakt, že tyto části jsou na sobě závislé a jejich změna může mít vliv i na jiné části (Bastir a Rosas, 2005; González-José et al., 2004).

Velký vliv na tvarování lebky má také pohlavní dimorfismus. Rozdíly mezi muži a ženami jsou zřejmé jak v celkové velikosti, tak ve tvaru dílčích částí lebky (Bigoni et al., 2010; Franklin et al., 2013; Williams a Rogers, 2006). Dalším významným faktorem je věk. Postupem času, jak člověk dospívá a stárne, dochází k výrazným změnám a následně k degeneraci tkáně. Například po vypadání zubů se dolní čelist značně transformuje (Evtsev et al., 2018; Mydlová et al., 2015; Urban et al., 2016).

Cílem této práce je zhodnocení vlivu endogenních a exogenních faktorů na morfologii lidské lebky. Nejdříve je popisována modularita a integrace lebky, kde je vysvětlován vzájemný vliv změny tvaru mezi dílčími částmi lebky. V kapitole o endogenních faktorech je popisována především dědivost jednotlivých znaků a komplexnějších struktur. Mezi exogenní faktory jsou zahrnuty klimatické podmínky, zejména okolní teplota a vlhkost vzduchu. Dále sem patří charakter stravy, hlavně její tuhost. V poslední části je shrnuto využití ve forenzní antropologii při odhadu populační afinity. Do této práce nebyl zařazen pohlavní dimorfismus ani působení věku, protože tato témata jsou příliš obsáhlá.

2. Modularita

Lidská lebka je velmi složitou a komplexní strukturou a její rozdělení na dílčí části je velmi složité. Morfologie lebky je do značné míry ovlivněna její modularitou (Esteve-Altava et al., 2013). Modularita popisuje míru závislosti nebo samostatnosti funkčních celků, neboli modulů mezi sebou, ale i mezi prvky uvnitř těchto modulů (viz obr. 1) (Adams, 2016; Bastir a Rosas, 2005). Moduly jsou tedy volně provázané a samostatné jednotky (Mitteroecker a Bookstein, 2008). Díky této vlastnosti může lebka nebo její jednotlivé části samostatně a rychle reagovat na evoluční a vývojové změny, které vyústí v proměnu fenotypu (Ross a Henneberg, 1995). Díky mozaikové evoluci lebky se její jednotlivé části mohly vyvíjet různou rychlostí (Martínez-Abadías et al., 2012). Endogenní a exogenní faktory pak mohly působit na dílčí oblasti bez toho, aby se měnil i zbytek lebky. Tento proces výrazně ztěžuje přesné určení vlivu neutrálních evolučních procesů a prostředí a jakou mírou se podílejí na vytváření daného znaku (Hallgrímsson et al., 2007)



Obrázek 1.: Znázornění modularity lebky. Interakce jsou četnější mezi prvky uvnitř modulů než mezi moduly (převzato z Newman, 2006)

Endogenní a exogenní faktory působí na moduly různou silou (von Cramon-Taubadel, 2014). To může být důvodem proč celkový tvar lebky je méně informativní než její jednotlivé části (Harvati a Weaver, 2006). Spodina lebeční je pod silnou genetickou kontrolou (Smith, 2009). Na rozdíl od obličejového skeletu téměř neodráží působení vnějších faktorů (Hubbe et al., 2009). Při posuzování variability morfologie klenby lebeční se ale často názory

rozcházejí. Některé studie se přiklání k názoru, že koreluje s genetickými vzdálenostmi mezi populacemi a vypovídá o populační historii (Harvati a Weaver, 2006; Hubbe et al., 2009), kdežto jiné se přiklání spíše k účinku prostředí (Reyes-Centeno et al., 2016; Ross a Henneberg, 1995)

S modularitou silně souvisí morfologická integrace (Klingenberg, 2008). Integrace je vlastnost modulů, díky které jeho změna může působit i na ostatní moduly (González-José et al., 2004). Ovlivňuje zejména celkový tvar lebky (Martínez-Abadías et al., 2012). Díky integraci je možná součinnost změn celé morfologické struktury (González-José et al., 2004). Příkladem může být anteriorní posun týlního otvoru (*foramen magnum*) způsobený přechodem na bipedii a následné proměny ve zbytku lebky. Dále se s retrakcí dolní části obličeje, změnou úhlu spodiny lebeční a vyklenutím klenby lebeční, vytvořil větší objem mozkovny, což umožnilo rozvoj mozku (Ross a Henneberg, 1995).

3. Endogenní faktory

Genetické faktory mohou vysvětlit více než 70 % fenotypových změn lebky (Djordjevic et al., 2016; Ermakov et al., 2010). Jednotlivé části lebky odráží jejich vliv různou měrou. Morfologie spodiny lebeční velmi dobře odráží míru genetické odlišnosti mezi populacemi, tedy genetické vzdálenosti. Na určité části lebky má tudíž vliv spíše genotyp, a proto jsou dobrým ukazatelem populační historie (Harvati a Weaver, 2006; Roseman a Weaver, 2004). Moduly lebky, které odrážejí populační historii, se vyvíjejí především prostřednictvím neutrálních evolučních procesů jako je genetický drift, genový tok a mutace (Smith, 2011).

Role genetiky v komplexních vztazích je vyjádřena dědivostí. Nejčastěji je zkoumána dědivost v úzkém smyslu (h^2) což je poměr celkové fenotypové odchylky vysvětlený aditivní genetickou odchylkou (Djordjevic et al., 2016; Hallgrímsson et al., 2014). Baydas et al. (2007) tuto dědivost používá podle vzorce:

$$h^2 = \frac{\sigma_g^2}{\sigma_g^2 + \sigma_e^2}$$

σ_g^2 = genetická odchylka

σ_e^2 = enviromentální odchylka

Dědivost je zkoumána u nukleárních rodin (Jelenkovic et al., 2008), například mezi sourozenci (Baydas et al., 2007) nebo mezi rodiči a potomky (Hoskens et al., 2018; Johannsdottir et al., 2005), ale především u jednovaječných (monozygotních) a dvouvaječných (dizygotních) dvojčat (Kim et al., 2018; Šidlauskas et al., 2015; Song et al., 2019).

Vyhodnocování dědivosti má i určitá omezení. Například získat dostatečný počet párů dvojčat pro statistickou studii je složitější než sourozenců (Baydas et al., 2007). Dalším úskalím je věk účastníků. Dědivost je průkaznější pokud zkoumaní jedinci mají dokončený růst obličejového skeletu (Hoskens et al., 2018), který u dívek končí mezi 12. a 14. rokem, zatímco u chlapců o 2 roky později (Šidlauskas et al., 2015). Toto je výraznější u různě starých sourozenců, kdy se v důsledku nízkého věku mohou vyskytovat vývojové rozdíly, obzvláště pokud je mezi mladším a starším sourozencem větší věkový rozdíl (Baydas et al., 2007). Z opačné strany, pokud je věk vyšší, mohou mít vliv na hodnoty dědivosti ortodontické zákroky nebo ztráta zubů (Hoskens et al., 2018).

Lebka jako celek vykazuje silnou dědivost a dobře odráží populační historii (Reyes-Centeno et al., 2016; Smit et al., 2010). Je zvláštní, že tato korelace byla nalezena, i přestože byly začleněny i anatomické oblasti, které nekorelují s molekulárními vzdálenostmi pokud byly uvažovány samostatně (Smith, 2009). Například morfologie mozkovny koreluje s genetickými faktory výrazněji než morfologie obličej (Carson, 2006). I přes to horní třetina a střední třetina obličej vykazuje silnou dědivost. Naopak dolní třetina obličej odráží spíše vliv prostředí (Djordjevic et al., 2012; Johannsdottir et al., 2005).

Názory na hypotézu, zda je mozkovna ovlivňována genetickými faktory se liší. Podle studie Harvati a Weaver (2006) existuje signifikantní korelace mezi genetickými faktory a tvarem mozkovny (Harvati a Weaver, 2006), zatímco jiné studie naopak žádnou nenašly (Reyes-Centeno et al., 2016; Smith, 2009). Tyto odlišné výsledky by mohly být způsobené jiným výběrem antropometrických bodů nacházejících se na mozkovně. Shodné výsledky ve studiích autorů Reyes-Centeno et al. (2016) a Smith (2009) mohou být důsledkem stejného výběru zkoumaných populací (Reyes-Centeno et al., 2016)

Spodina lebeční je jeden z větších celků reflektujících genetické vzdálenosti. Jde o oblast lebky, která je pod silnou genetickou kontrolou (Smith, 2009). Existuje pro to několik vysvětlení, jako například minimální působení svalové zátěže a působení menšího tlaku prostředí než u ostatních částí lebky (Lieberman et al., 1996). Také typ osifikace by mohl v tomto případě hrát roli. Oblasti lebky s enchondrální osifikací jako je právě spodina lebeční korelují s genetickými vzdálenostmi než oblasti s endesmální osifikací jako například obličejový skelet (Smith et al., 2007)

Většina prací se shoduje, že kost spánková (*os temporale*) dobře odráží vliv populační historie a je silně ovlivněna genetickými faktory (Reyes-Centeno et al., 2016; Smith, 2009). Korelace s genetickou složkou může být zapříčiněná její částečnou enchondrální osifikací (Smith et al., 2007). Přesto je ale ovlivněna i stravou, zejména v oblasti začátku spánkového svalu (*musculus temporalis*) a čelistního kloubu (*articulatio temporomandibularis*) (Katz et al., 2017; Smith, 2009).

Přestože se ve většině studií uvádí, že dědivost tvaru dolní čelisti je nízká, neplatí to pro všechny rozměry (Djordjevic et al., 2012; Johannsdottir et al., 2005; Smith, 2009, 2011). Například goniální úhel a úhel dentálního oblouku vykazují vysokou dědivost (Kim et al., 2018; Šidlauskas et al., 2015). Naopak šířka a výška ramene dolní čelisti vykazuje nízkou dědivost a je tedy ovlivněna spíše environmentálními faktory (Djordjevic et al., 2016; Šidlauskas et al.,

2016). Problematickým rozměrem je délka těla dolní čelisti (vzdálenost bodů *pogonion* (vrchol brady vpředu, tj. vrchol *protuberantia mentalis*) a *gonion* (bod na úhlu dolní čelisti, který leží nejvíce dole a nejvíce laterálně) (Fetter, 1967)), protože názor, zda je ovlivněna genetickými faktory se různí. Část studií uvádí, že vykazuje vysokou dědivost (Kim et al., 2018; Savoye et al., 1998), zatímco jiné ukazují spíše na nízkou dědivost (Djordjevic et al., 2016; Šidlauskas et al., 2015).

4. Exogenní faktory

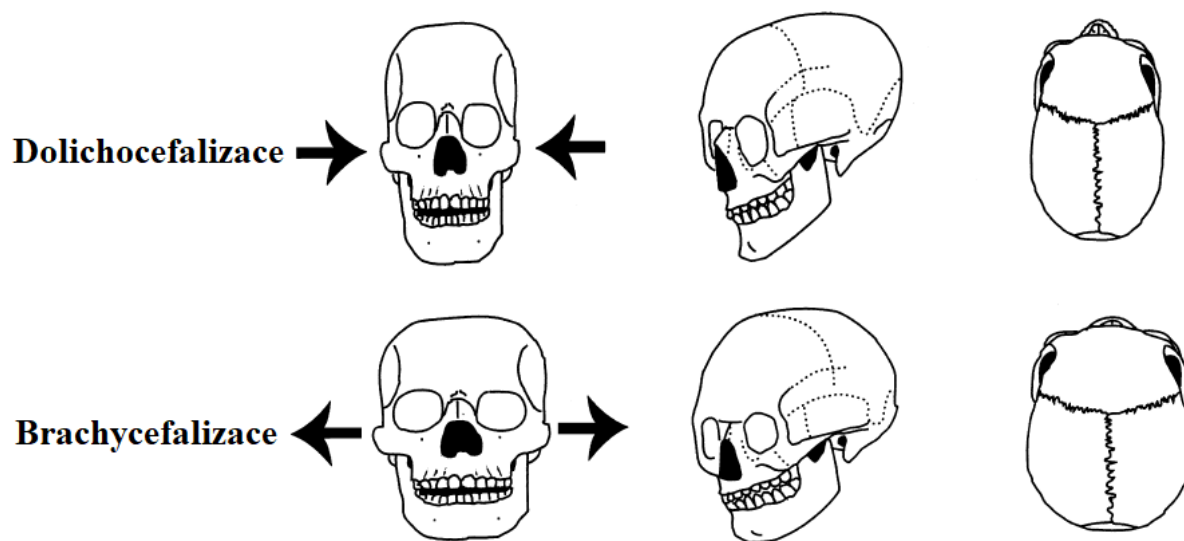
Exogenní neboli vnější faktory patří mezi nejdůležitější proměnné ovlivňující vývoj lebky. Patří mezi ně například klimatické podmínky a charakter stravy (Carey a Steegmann, 1981; Perez et al., 2011). Přestože ovlivňují celkový tvar lebky i samotné mozkovny (Hubbe et al., 2009; Nowaczewska et al., 2011), působí především na obličejovou část lebky. Účinek klimatických podmínek je viditelný zejména v oblasti střední části obličeje a šířce mozkovny (Evtsev et al., 2017; Hubbe et al., 2009). Naopak strava a subsistenční strategie působí spíše na dolní a horní čelist a žvýkáci svaly (Toro-ibacache et al., 2015; Uchida et al., 2011).

4.1. Klimatické podmínky

Klimatické podmínky a zejména okolní teplota a vlhkost vzduchu patří mezi nejdůležitější faktory ovlivňující morfologii lebky. Morfologické rozdíly zapříčiněné adaptací na podnebí jsou pozorovány mezi jednotlivými klimatickými zónami, ale nejvýrazněji se projevují především u populací žijících v oblastech s extrémně chladným a extrémně teplým podnebím (Hubbe et al., 2009; Kean a Houghton, 1990; Perez a Monteiro, 2009). Klima má vliv na tvar mozkovny (*neurocranium*), ale hlavně na obličejovou část lebky (*splanchnocranium*). Působí převážně na tvar nosu, nosní dutiny, vedlejších nosních dutin a spodiny lebeční (*basicranium*) (Harvati a Weaver, 2006; Noback et al., 2011; Nowaczewska et al., 2011).

Působení klimatu na morfologii lebky je výrazné a v různých koutech světa působí odlišně. Přesto lze pozorovat podobné výsledky těchto proměn. Příkladem může být brachycefalizace a dolichocefalizace (viz obr. 2). Přestože v různých koutech světa působí odlišné klimatické podmínky, v oblastech s chladným podnebím se objevuje znatelná tendence k brachycefalizaci (anteroposteriorní zkrácení a laterální rozšíření lebky) a v oblastech s teplým podnebím k dolichocefalizaci (anteroposteriorní prodloužení a laterální zúžení lebky) (Beals et al., 1984; Bharati et al., 2001; Crognier, 1981; Franklin et al., 2007; Harvati a Weaver, 2006; Katz et al., 2016). Brachycefalizace snižuje poměr povrchu ku objemu lebky, čímž se také snižuje ztráta tepla. Dolichocefalizace je obvykle zachována v teplých oblastech, kde by brachycefalizace neposkytovala selekční výhodu (Beals, 1972; Beals et al., 1984). Ale není jisté, do jaké míry je to způsobeno klimatem, protože toto rozdělení není jednotné ve všech oblastech. Vysvětlením by mohlo být, že některé populace se mohly přesunout do jiné klimatické zóny před relativně krátkou dobou, a tudíž se změny nemusely ještě dostatečně projevit (Bharati et al., 2001). Brachycefalizace může být způsobena i dalšími faktory jako je

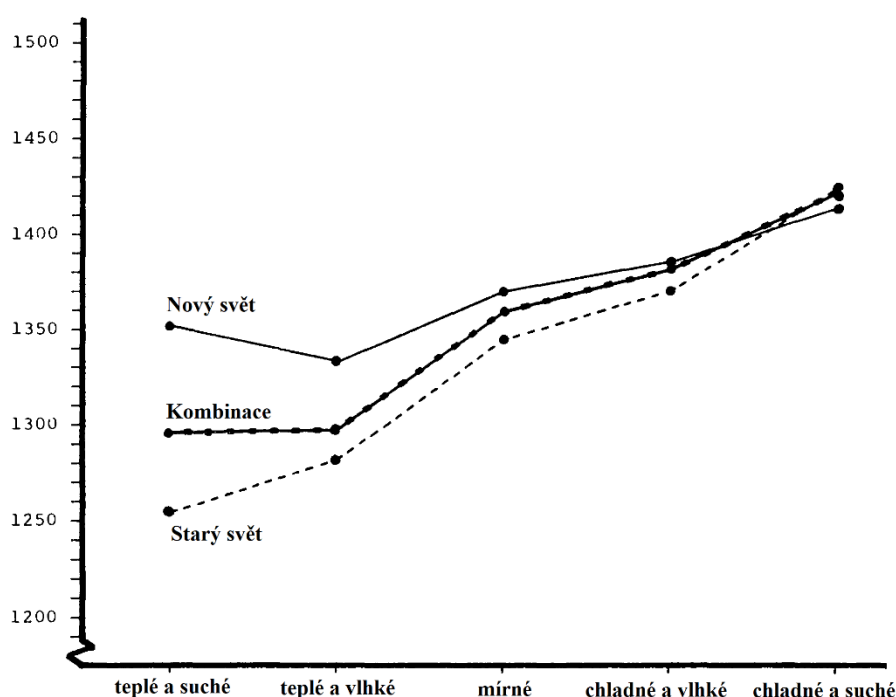
heteroze, socioekonomické rozdíly, migrace, charakter stravy, přírodní selekce nebo alometrické změny spojené se zvětšením výšky těla (Little et al., 2006). Přestože je brachycefalizace často pozorovaným jevem, v některých populacích jako například v Japonsku dochází k jejímu zastavení (Hossain et al., 2005; Kouchi, 2000). V Evropě dochází dokonce k obrácení tohoto procesu, tedy dolichocefalizaci (Gyenis et al., 2003; Tineshev a Dimov, 2013). Tato tendence ale není jednotná po celé Evropě, protože například na Ukrajině je stále zachována brachycefalizace (Gunas et al., 2017).



Obrázek 2.: Rozdíl mezi dolichocefalizací a brachycefalizací (upraveno podle Lieberman, 2000).

Kromě tvaru mozkovny koreluje s klimatem i její objem. Populace z oblastí s chladným nebo mírným podnebím mají větší objem mozkovny než populace z oblastí s teplým podnebím (viz obr. 3) (Beals et al., 1984). Z neurokraniální oblasti je nejvíce ovlivněna spodina lebeční. Její šířka koreluje s okolní teplotou silněji než ostatní rozměry mozkovny, a to i v případě, že jsou ostatní rozměry mozkovny udržovány konstantní. Tato skutečnost podporuje tvrzení, že spodina lebeční dobře odráží morfologickou adaptaci lebky na podnebí (Nowaczewska et al., 2011). V oblastech s chladným podnebím existuje tendence k širší lebeční klenbě a širší mozkovně (Hubbe et al., 2009; Nowaczewska et al., 2011). U severoevropských skupin se projevuje největší šířkou čela a v severovýchodní Asii a Severní Americe největší biaurikulární šířkou (přímá vzdálenost mezi body *auriculare*, které leží na jařmové kosti (*os zygomaticum*) kolmo nad středem *porus acusticus externus* (Fetter, 1967)). To znamená, že se biaurikulární šířka a šířka čela s klesající teplotou zvětšuje. Tyto změny lze interpretovat jako odlišné adaptace směřující k širším obalům mozku, které jsou důležité pro snížení poměru

povrch/objem, a tudíž snížení tepelných ztrát přes povrch lebky (Hubbe et al., 2009). To je v souladu s Bergmannovým a Allenovým pravidlem. Bergmannovo pravidlo říká, že teplokrevní živočichové žijící ve vyšších zeměpisných šířkách, tedy v chladnějších oblastech jsou větší a mohutnější. Větší jedinec má menší poměr mezi objemem a povrchem těla než jejich příbuzní v nižších zeměpisných šířkách, tedy v teplejších oblastech, což způsobuje zmenšení tepelné ztráty na jednotku hmotnosti (Bergmann, 1947). Allenovo pravidlo říká, že živočichové žijící v oblastech s chladným podnebím mají menší tělní výstupky a kratší končetiny než živočichové z oblastí s teplým podnebím. Tím se sníží poměr povrchu k objemu těla a sníží se také ztráta tělesného tepla (Allen, 1877).

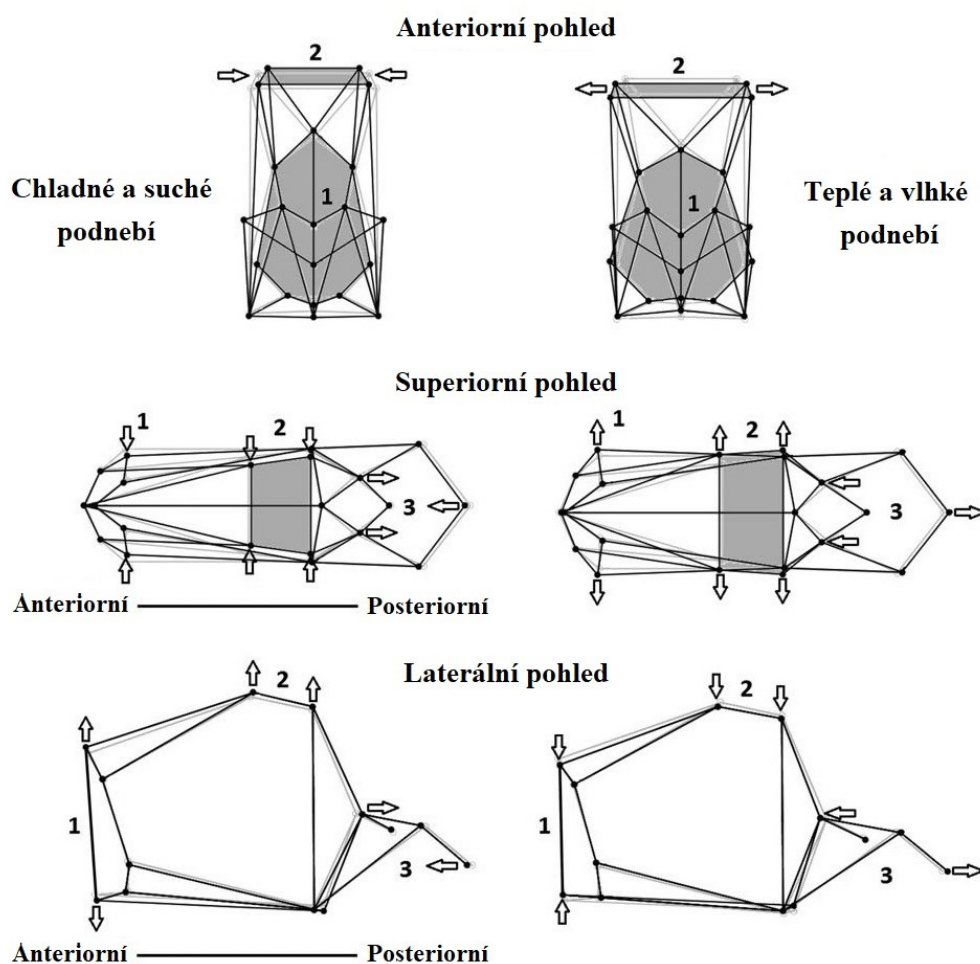


Obrázek 3.: Průměrný objem mozkovny (cm^3) v různých klimatických zónách a u populací Starého světa, Nového světa a všech populací dohromady. Mezi populace Starého světa patří Evropa, Afrika, Asie a Oceanie a mezi populace Nového světa patří Severní Amerika a Jižní Amerika (upraveno podle Beals, 1984).

Mimo mozkovnu působí klima také na tvar obličeje, především na jeho střední část (Evteev et al., 2014). Jak bylo zmíněno výše, největší vliv na morfologii lebky má extrémně chladné podnebí. Tyto změny jsou nejlépe pozorovány u populací žijících v severovýchodní Asii, Severní Americe a severní Evropě, třebaže k nim došlo různými adaptivními cestami. U těchto populací se vyskytují dvě strategie, které ale vedou ke stejnému výsledku, kterým je menší *index nasalis* (Crognier, 1981; Hubbe et al., 2009). *Index nasalis* je poměr šířky nosu

(největší šířka vstupu do nosní dutiny *apertura piriformis*) a výšky nosu (vzdálenost mezi bodem *nasion* na kořeni nosu a bodem *nasospinale*, který leží nejvíce inferiorně na *apertura piriformis*) (Fetter et al., 1967). V severní Evropě převládá trend vedoucí k nejmenší průměrné šířce nosu, kdežto v severovýchodní Asii a Severní Americe se vyskytuje největší průměrná výška nosu (Hubbe et al., 2009).

Z obličejové části lebky je vliv klimatu nejlépe viditelný na nosní dutině (viz obr. 4) (Harvati a Weaver, 2006; Maddux et al., 2017b; Noback et al., 2011). V oblastech s chladným a suchým podnebím převládá celkově vyšší nosní dutina a vyšší a užší *apertura piriformis*. Tyto rozdíly jsou zřejmé nejen v celosvětovém měřítku, ale také například v rámci Evropy mezi populacemi ze Skandinávie a středomořských oblastí (Maddux et al., 2017b). Horní část nosní dutiny je anteroposteriorně zkrácená a laterálně zúžená (Noback et al., 2011).



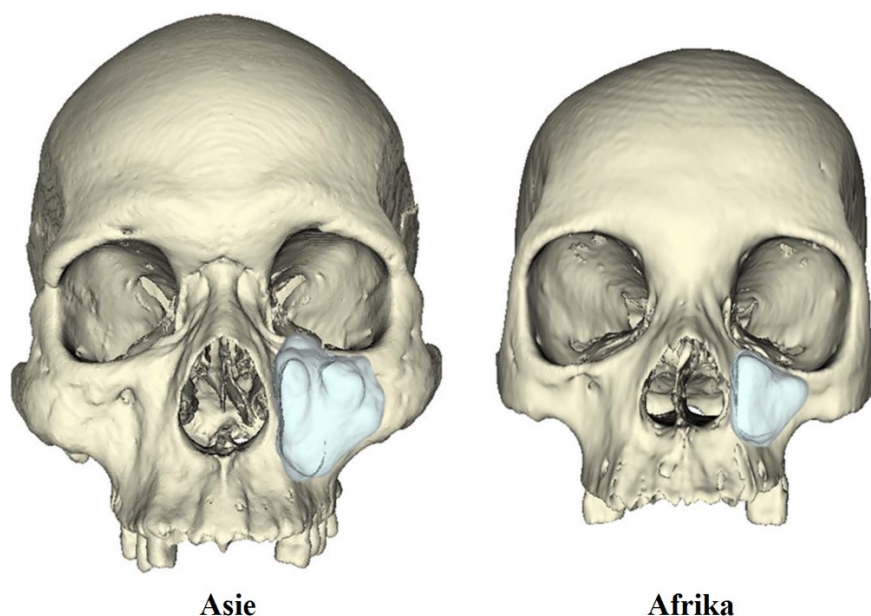
Obrázek 4.: Porovnání tvarových rozdílů nosní dutiny v chladných a suchých a teplých a vlhkých podmínkách: 1 – *apertura piriformis*, 2 – horní část nosní dutiny, 3 – nosohltan. Šipky naznačují místa největších morfologických změn (upraveno podle Noback et al., 2011).

Nosní dutina se v teplém a vlhkém podnebí laterálně rozšiřuje a superoinferiorně snižuje. Pokud je vlhkost dostatečná a teplota okolního prostředí se přibližuje tělesné teplotě, není nutné vzduch ohřívat ani zvlhčovat. Takové klima vytváří minimální tlak a fenotypová odpověď je téměř zanedbatelná. Naopak pokud je klima chladné a suché, je ohřívání i zvlhčování vdechovaného vzduchu nutné a zátěž je výrazně vyšší. V případě, že okolní teplota je vyšší než teplota těla, je nutné vdechovaný vzduch dokonce ochlazovat, a tudíž je žádoucí zvýšit ztrátu tepla (Noback et al., 2011). Naopak podle Madduxe (2016) je nejméně stresující prostředí s teplým a suchým klimatem, protože na rozdíl od oblastí s teplým a vlhkým podnebím není potřeba vydechovaný vzduch ochlazovat.

Jednou z hlavních funkcí nosu a nosní dutiny je ohřívání a zvlhčování vdechovaného vzduchu (Liener et al., 2003). Pro efektivnější ohřívání a zvlhčování vzduchu je důležité zvýšení poměru povrchu sliznice k objemu vdechovaného vzduchu. Tento poměr může být zvýšen prostřednictvím složitého systému proudění vzduchu, prodloužením a zúžením nosní dutiny. Na druhou stranu dutiny, které jsou příliš úzké, zvyšují odpor vzduchu a rychlost proudění, což komplikuje výměnu vlhkosti a teploty v nosní dutině. Dalším důležitým faktorem je doba, po kterou zůstává vzduch v dutině, než se dostane do plic (Inthavong et al., 2007). Prodloužení nosní dutiny tento čas zvyšuje (Noback et al., 2011). Aby výměna vzduchu byla účinná, je nutné, aby vzduch uvnitř dutiny proudil dostatečně rychle. Čím je stupeň proudění vyšší, tím lépe se promíchá s hlenem na povrchu nosní sliznice a zvýší se kontakt s její povrchovou vrstvou, čímž je přímo ovlivňována vlhkost a teplota dýchaného vzduchu (Cole, 2000). Vdechovaný vzduch je po opuštění nosní dutiny směrem do hrtanu dostatečně ohřátý a zvlhčený, přičemž nejvíce morfologických změn probíhá v přední části nosní dutiny (Fukase et al., 2016; Hanida et al., 2013; Inthavong et al., 2007; Keck et al., 2000; Naftali et al., 2005).

Tvar nosní dutiny ovlivňuje i tvar přilehlých vedlejších nosních dutin, zejména *sinus maxillaris*. Tento vztah je evidentní především u lebek pocházejících z klimatických extrémů (Butaric, 2015). Populace obývající chladné a suché klima vykazují užší nosní dutinu spolu s širším *sinus maxillaris*, zatímco populace pocházející z oblastí s teplým a vlhkým podnebím vykazují spíše širší nosní dutinu spojenou s užším *sinus maxillaris* (Butaric, 2015; Butaric a Maddux, 2016; Maddux a Butaric, 2017a; Shea, 1977). Například *sinus maxillaris* u lebek pocházejících z Evropy, tedy z oblastí se spíše chladným podnebím, je výrazně větší než u afrických lebek pocházejících z oblastí s teplým podnebím (Fernandes, 2004; Holton et al., 2013). Tento vztah se objevil i při porovnávání lebek populací s asijským původem, které reprezentují chladné podnebí s africkými lebkami (viz obr. 5) (Maddux a Butaric, 2017a).

Celkově velikost *sinus maxillaris* ale reaguje spíše na velikost nosní dutiny a skeletu středního obličeje než na klima (Butaric a Maddux, 2016; Maddux a Butaric, 2017a). Jedinci s většími superoinferiorními rozměry středního obličeje mají nepoměrně větší *sinus maxillaris* (Maddux a Butaric, 2017a).



Obrázek 5.: CT modely levých sinus maxillaris asijských (zobrazeny vlevo) a afrických (zobrazeny vpravo) lebek (upraveno podle Maddux a Butaric, 2017).

Tvar nosohltanu ovlivňuje nejvíce vlhkost vzduchu. V oblastech s chladným a suchým podnebím je nosohltan relativně kratší než v oblastech s teplým a vlhkým podnebím. Dochází u něj k inferiorním posunům inferolaterálních okrajů choan, sdruženým se superiorním posunem horních okrajů, což zvyšuje výšku choan. Dále se anteriorně posouvá bod *hormion* (místo v mediální rovině, kde kost radličná (*vomer*) nasedá na kost klínovou (*os sphenoidale*) (Fetter, 1967)), inferiorně se posouvá posterosuperiorní konec *lamina medialis processus pterygoidei* a posteroinferiorně se posouvá *tuberculum pharyngeum* na *os occipitale* (Noback et al., 2011). Naopak podle studie Madduxe et al. (2017b) nosohltan není ovlivněn klimatem vůbec nebo jen minimálně.

4.2. Charakter stravy

Významný vliv na morfologii lebky má také výživa a charakter stravy, především její tuhost (např. Hoover a Williams, 2016; Varrela, 1990; von Cramon-Taubadel, 2014). Postupem času se změnil způsob zpracování potravy. V průběhu neolitické revoluce se vyvíjely nástroje, které umožnily jednodušší úpravu stravy, např. vaření nebo mletí, čímž se výrazně změkčila a zjemnila. To mělo za následek snížení stresu a zátěže vyvíjené při žvýkání (Agrawal et al., 1997; Shiau et al., 1999). Se zvyšující se zátěží způsobenou větší náročností žvýkání a vyšším počtem nutných skusů při konzumaci tvrdší a hrubší syrové stravy se kosti a svaly zapojené při žvýkání stávají robustnějšími (Hoover a Williams, 2016). Nejlépe jsou změny viditelné na dolní čelisti (*mandibula*) (Lieberman et al., 2004; von Cramon-Taubadel, 2011), přestože její tvar odráží i vliv klimatu a populační historie (Nicholson a Harvati, 2006). Silná korelace byla zjištěna i mezi stravou a celkovým tvarem lebky (Noback a Harvati, 2015b). Existuje i vztah mezi tvrdostí stravy a velikostí a posazením žvýkacích svalů jako je velký žvýkací sval (*musculus masseter*), spánkový sval (*musculus temporalis*) a vnitřní křídlový sval (*musculus pterygoideus medialis*) (Gionhaku a Lowe, 1989; Hoover a Williams, 2016; Katz et al., 2017; Noback a Harvati, 2015b, 2015a; Paschetta et al., 2010; Shiau et al., 1999; Toro-Ibacache et al., 2016)

S charakterem stravy silně souvisí i typ subsistenční strategie. Nejvýraznější rozdíly se vyskytují mezi lovci-sběrači, preindustriálními zemědělci a postindustriální moderní společnostmi (Noback a Harvati, 2015b; Rando et al., 2014). Lovci-sběrači konzumovali více syrové a tuhé stravy než zemědělci (Sardi et al., 2006). Přestože charakter stravy populací zaujímajících stejnou strategii není možné zobecnit, vyskytují se dietní trendy, přesahující geografické a ekologické hranice, které jsou pro danou skupinu charakteristické. Například 73 % společností lovců-sběračů konzumovalo především maso (45-65 % celkové energie), zatímco pouze 13,5 % převážně rostlinnou stravu (56-65 % celkové energie). Mohlo by to být způsobeno tím, že živočišná strava má skoro vždy vyšší poměr získání energie vůči výdeji než rostlinná strava (Cordain et al., 2000). Vliv by mohla mít i skutečnost, že ulovená kořist poskytuje úspěšnému lovcovi prestiž a v neposlední řadě lákavější chuť masa (Hawkes et al., 2004).

Zemědělské potraviny se staly díky novým způsobům zpracování značně jemnějšími a měkčími, což výrazně zmírnilo námahu, která vzniká při žvýkání. Existují důkazy, že ke změnám tvaru lebky docházelo v průběhu neolitické revoluce, přestože tyto změny nemohou

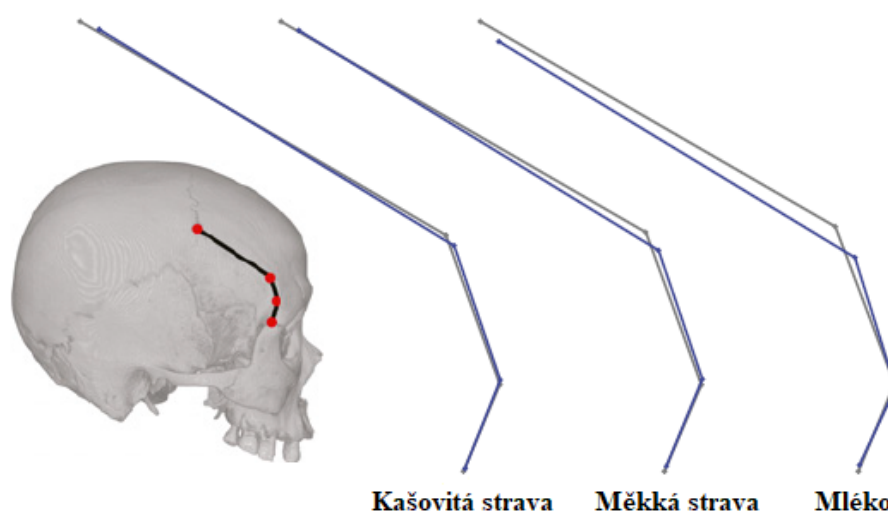
být celosvětově zobecněny. Výrazné rozdíly jsou především mezi lovci-sběrači a zemědělci, což je pravděpodobně způsobeno přechodem na jemnější stravu (Katz et al., 2017). Další rozdíly byly také nalezeny při porovnávání zemědělských a nezemědělských populací, především v oblasti úponu spánkového svalu (Noback a Harvati, 2015b).

Zemědělci mají celkově menší lebky než lovci-sběrači. U zemědělců se také objevuje tendence s brachycefalizací, která by mohla být důsledkem změny charakteru stravy. Menší rozměry lebky by ale také mohly být způsobeny nižší produkcí růstového hormonu, způsobené sedentárním stylem života, nebo konzumace méně kvalitní stravy s nižším obsahem bílkovin (Sardi et al., 2006). Objevily se ale i jiné výsledky podle kterých mají menší lebky naopak lovci-sběrači, což by mohlo znamenat, že strava nemá na celkovou velikost lebky velký vliv (Paschetta et al., 2010).

Morfologické rozdíly lebky jsou nejvýraznější spíše pokud vezmeme v potaz procentuální zastoupení rostlinné a živočišné stravy, než při rozdělení na subsistenční strategie (Cordain et al., 2000; Noback a Harvati, 2015a, 2015b). Například lovecké a rybářské populace, jejichž hlavní složkou potravy je maso, vykazují superiorně posunutý a celkově mohutnější *musculus temporalis*, především v oblasti předních snopců, superoinferiorně vyšší faciální skelet a širší dentální oblouk s *processus alveolaris* než zemědělci, kteří mají vysoký podíl rostlinné stravy. Rozšířený dentální oblouk vytváří vyšší odolnost vůči vysoké zátěži vyvíjené při žvýkání. Zemědělské skupiny mají méně prominující obličej. Snížením prominence obličeje dochází k retrakci a posteriornímu posunu dentálního a jařmového oblouku (*arcus zygomaticus*), čímž se přiblíží k čelistnímu kloubu (*articulatio temporomandibularis*) (Noback a Harvati, 2015b). Retrakcí dentálního oblouku a anteriorním posunem *musculus masseter* a *musculus temporalis* dochází ke zvýšení mechanické výhody při žvýkání, způsobené zvýšením efektivity systému pák dolní čelisti (Lieberman et al., 2004). Tento vzorec je u zemědělců překvapivý, protože tato výhoda by byla očekávána spíše u lovců-sběračů, kteří mají stravu mechanicky náročnější na žvýkání (Noback a Harvati, 2015b). Tato zjištění naznačují, že existuje optimální kombinace tvaru zubů a žvýkacích svalů pro určité typy stravy, stejně jako velikost, orientace a poloha, aby vyhovovaly různým požadavkům a nárokům na žvýkání souvisejících s charakterem stravy (Noback a Harvati, 2015a).

Redukce oblastí spojených se žvýkáním je nejvýraznější u populací, které konzumují větší množství měkké stravy, konkrétně u preindustriálních zemědělských skupin praktikujících dojení. Mléko a mléčné výrobky jsou mechanicky nejméně náročné na žvýkání, proto nejsou horní a dolní čelisti a žvýkací svaly namáhány takovou měrou jako u jiných skupin. Dochází

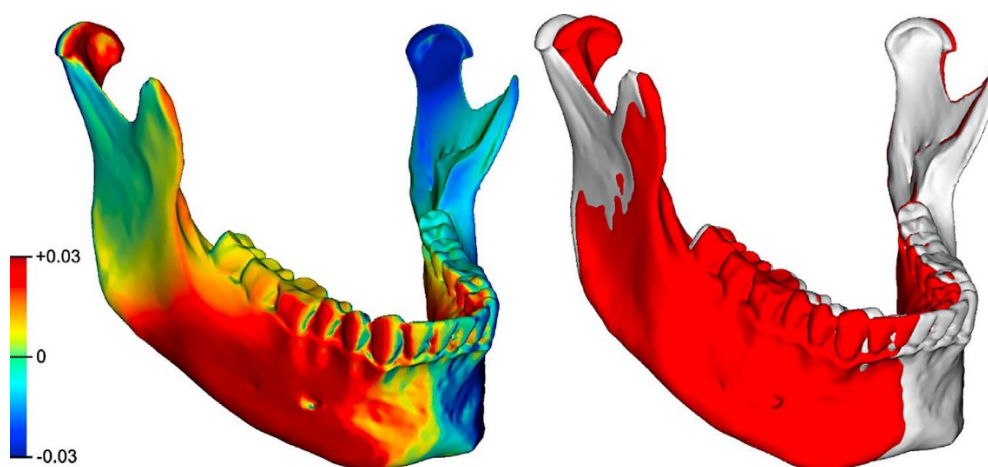
u nich k inferiornímu poklesu *linea temporalis superior*, což vede k celkovému posunu začátku spánkového svalu (viz obr. 6). Menší posun je u populací živících se měkkou stravou, kam byly zahrnuty populace konzumující mléko i populace živící se kašovitou stravou. U populací konzumujících kašovitou stravu, která zahrnuje kukuřici, pšenici, rýži a další obiloviny je posun nejméně výrazný, ale pořád existuje. Na dolní čelisti se naopak posouvá *processus coronoideus* do vyšší polohy, kde se spánkový sval upíná. Následkem toho se sval superoinferiorně zmenšuje, ale ne nutně v rozsahu, který by měl vliv na sílu skusu (Katz et al., 2017). Účinek měkké stravy je znatelný i na velikosti jámy spánkové (*fossa temporalis*), kdy dochází k jejímu zmenšení, a tudíž i ke zmenšení a inferiornímu posunu začátku spánkového svalu (Paschetta et al., 2010). Zátěž vyvíjená při žvýkání se podstatně snižuje také pokud je konzumovaná strava tepelně nebo mechanicky upravená. Tím se také snižuje aktivita vyvíjená při žvýkání, což vede k nižšímu růstu oblouku horní a dolní čelisti, které jsou celkově gracilnější (Lieberman et al., 2004).



Obrázek 6.: Redukce a inferiorní posun polohy *linea temporalis superior* u různých populací. Modré čáry naznačují posun u různých typů měkké stravy a šedé čáry představují polohu *linea temporalis superior* u populací konzumujících tuhou stravu (upraveno podle Katz et al., 2017).

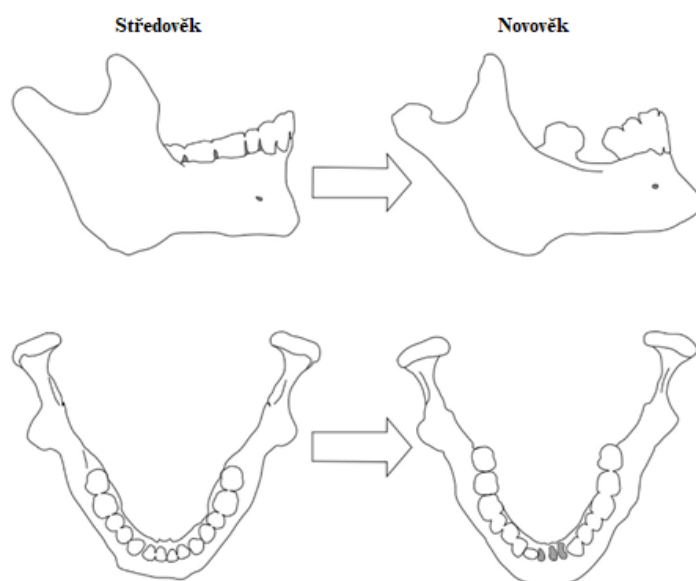
Působení vnějších faktorů se podílí také na vzniku asymetrie lebky (Bigoni et al., 2013). Asymetrie se může vytvořit v důsledku genetických faktorů, ale také působením větší zátěže na jednu stranu lebky (Vig a Hewitt, 1975). Základními typy asymetrie jsou flukтуаční asymetrie a direkcionální asymetrie. Flukтуаční asymetrie odráží především stres způsobený okolním prostředím, zatímco direkcionální asymetrie vzniká působením biomechanické zátěže při žvýkání (Bigoni et al., 2013; Ibrová et al., 2017). Míra exprese direkcionální asymetrie je dobře

viditelná například u středověké populace pocházející z oblasti Velké Moravy, přesněji z oblasti hradiště Mikulčice a přilehlého podhradí. Zde jsou patrné socioekonomické a morfologické rozdíly mezi populacemi obývajících oblast podhradí a hradiště (Bigoni et al., 2013). Studie autorů Bigoni et al. (2013) zabývající se morfologií horního obličeje bylo zjištěno, že jedinci, kteří žili v podhradí, konzumovali hrubší zrnitou stravu méně bohatou na proteiny a více se u nich objevovala asymetrie v porovnání s jedinci, kteří obývali hradiště (Bigoni et al., 2013). Naopak ve studii autorů Ibrová et al. (2017), která byla prováděna na dolní čelisti, byl objeven opačný vzorec. Asymetrie se projevovала více u jedinců nalezených v oblasti hradiště než v podhradí. Mohlo by to být způsobeno tím, že skupiny s lepším socioekonomickým statusem, obývající hradiště, měly větší přístup k masu, které je tužší než běžná kašovitá strava skupin, které obývaly podhradí (Ibrová et al., 2017). Změny jsou výrazné především na dolní čelisti. Pravá strana těla dolní čelisti (*corpus mandibulae*) a levý *processus condylaris* směřují mediálně, a proto rotují do prava (viz obr. 7). Celkově jsou rozdíly nejvýraznější v částech, které jsou spojeny se žvýkáním, což zdůrazňuje existenci socioekonomických rozdílů a sociální rozvrstvení středověkých společností (Ibrová et al., 2017).



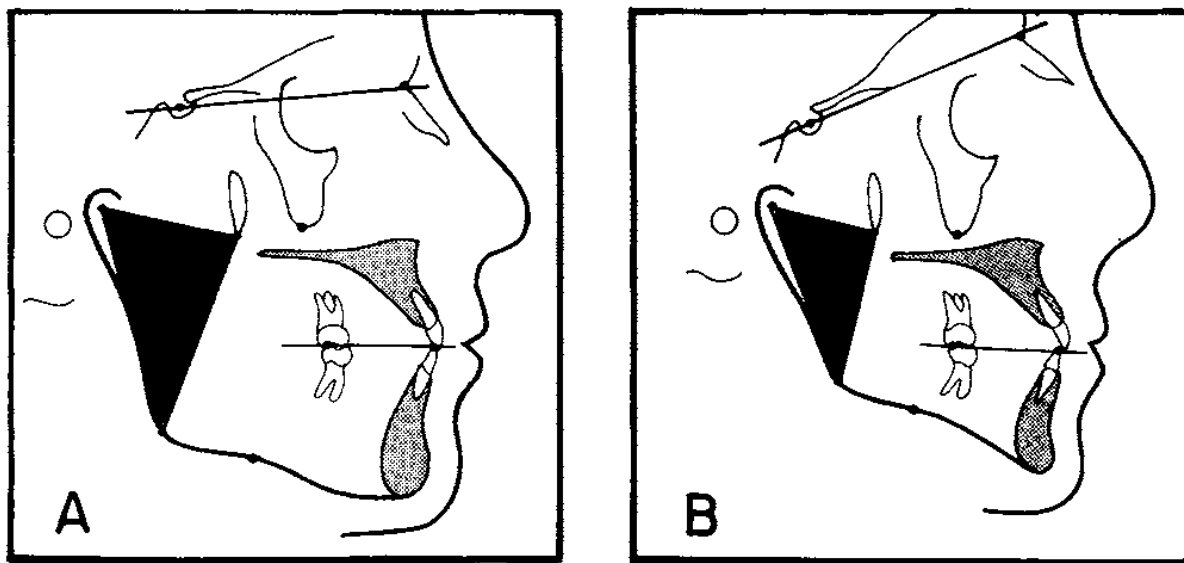
Obrázek 7.: Vizualizace direkcionální asymetrie dolní čelisti. Barevná mapa znázorňuje asymetrii založenou na antropometrických bodech, interpolovanou napříč celým modelem. Průměrná asymetrická dolní čelist je porovnávána s průměrnou symetrickou dolní čelistí. Červená barva představuje oblasti prominence u populací pocházejících z hradu v porovnání s populacemi z podhradí. Pravý obrázek představuje asymetrii reálného tvaru dolní čelisti průměrného jedince. Červená barva znázorňuje asymetrickou dolní čelisti a bílá barva symetrickou. Symetrická a asymetrická dolní čelist jsou promítnuty do sebe pro lepší zobrazení rozdílů (převzato z Ibrová et al., 2017)

Vliv na změnu morfologie lebky měla i průmyslová revoluce. V důsledku technologických úspěchů, jakými jsou například vynález parního stroje nebo rotačního motoru (Rando et al., 2014) se výrazně zjednodušil způsob přípravy a zpracování potravin, díky čemuž se také výrazně obměnil typ běžně konzumované stravy (Sardi et al., 2006). Jemnějším mletím a intenzivnějším zemědělstvím se snížily biomechanické síly, které jsou využívány při žvýkání. Strava se stala jemnější a měkčí než za středověku, kdy byla spíše hrubá, vláknitá a časově náročná na žvýkání (Kaifu, 2000). Zároveň se rozvinul obchod s cukrem a dalším zbožím, které by jinak nebylo možné transportovat na velkou vzdálenost, což také vedlo k dietárním změnám (Sardi et al., 2006). Rozměry dolní čelisti ve středověkém Londýně byly podstatně větší než u moderních populací a působením různých faktorů se v průběhu i po průmyslové revoluci měnily. Nejvýrazněji se tyto změny projevily na částech dolní čelisti spojených s úpony žvýkacích svalů, včetně velikosti goniálního úhlu, výšky a šířky ramene dolní čelisti (*ramus mandibulae*) a bigoniální (vzdálenost mezi body *gonion*, které leží nejvíce dole a nejvíce laterálně na úhlu dolní čelisti (*angulus mandibulae*) (Fetter, 1967)) a bikondylární šířky (vzdálenost mezi body *kondylia lateralia*, které se nachází laterálně na *processus condylaris*) (Fetter, 1967)). U moderních populací došlo k zúžení ramene dolní čelisti, zvětšil se úhel mezi ramenem a tělem dolní čelisti, což vedlo k posteriorní rotaci ramene a také se zúžil dentální oblouk (viz obr. 8). Vliv je viditelný i u bigoniální a bikondylární šířky, která se u moderních populací zmenšuje (Rando et al., 2014). Změnou prošla i horní čelist, která je u středověkých populací více vyčnívající než u moderních (Luther, 1993).



Obrázek 8.: Změny pozorované mezi mužskými dolními čelistmi pocházejícími ze středověku (1050-1550) a novověku (1550-1850) z oblasti Londýna (upraveno podle Rando, 2014).

Korelace byla nalezena i mezi objemy velkého žvýkacího svalu (*musculus masseter*) a vnitřního křídlového svalu (*musculus pterygoideus medialis*), velikostí úhlu dolní čelisti a výškou ramene dolní čelisti. Objem žvýkacích svalů pozitivně koreluje se superoinferiorní výškou ramene dolní čelisti, což znamená, že se zvětšujícím se objemem svalů se zvětšuje výška ramene. Naopak negativní korelace se objevuje mezi objemem svalů a úhlem dolní čelisti, tedy se zvětšujícím se objemem svalů se zmenšuje úhel dolní čelisti (viz obr. 9) (Gionhaku a Lowe, 1989).



Obrázek 9.: Morfologie dolní čelisti u velkého (A) a malého (B) objemu *musculus masseter* a *musculus pterygoideus medialis* (převzato z Gionhaku a Lowe, 1989).

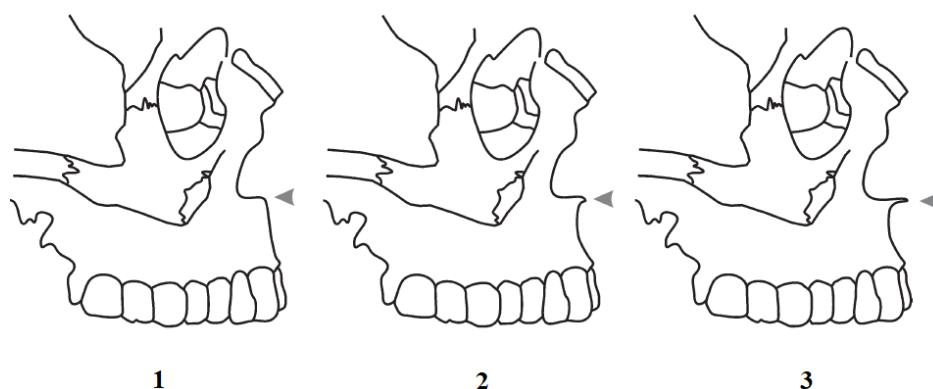
Přestože se horní čelist na žvýkání výrazně podílí, vykazuje menší změny než dolní čelist (von Cramon-Taubadel, 2011, 2014). Pravděpodobně je to způsobeno tím, že mastikační tlak působí především na dolní čelist, které se horní čelist pouze přizpůsobuje, aby udržela účinnou zubní okluzi (von Cramon-Taubadel, 2011). Tvar a velikost horní čelisti je spojena se spánkovým svaem, kdy jedinec s ortognátní horní čelistí (dolní čelist vyčnívá dopředu přes horní čelist) má obvykle také silně vyvinutý spánkový sval, což naznačuje její důležitou roli u snižování zátěže při žvýkání (Toro-Ibacache et al., 2016).

5. Populační afinita

Jednotlivé populace je možné od sebe odlišit na základě variability morfologie lebky, která vzniká působením endogenních a exogenních faktorů (Oettlé et al., 2017). Variabilita morfologie lidské lebky je důležitá pro přibližné určení původu a populační afinity (Hefner, 2009; Klales a Kenyhercz, 2014). Pro zkoumání populační afinity je lebka jednou z nejlepších struktur (Musilová et al., 2019). Využitelnost je především v oblasti forenzní antropologie (Sholts et al., 2011; Stull et al., 2014). Odhad původu je součástí biologického profilu, který sestavují forenzní antropologové při identifikaci kosterních pozůstatků nebo silně rozložených těl na místech činu v případě, že tyto ostatky nelze identifikovat konvenčnějšími metodami jako je porovnání DNA (Oettlé et al., 2017; Plemons a Hefner, 2016). Populační afinita je klíčovou součástí biologického profilu. Je důležitá i při vyhodnocování jeho dalších složek jako je pohlaví, věk a výška, které jsou populačně specifické (Kranioti et al., 2018; Maier et al., 2015; McDowell et al., 2012).

Termín „původ“ používaný ve forenzní antropologii popisuje původní geografickou oblast obývanou daným jedincem (Kranioti et al., 2018). Forenzní antropologové musí jednotlivé genetické a environmentální znaky charakterizující určitou oblast shrnout do větších skupin a prezentovat svá zjištění v termínech, které jsou veřejností používány a se kterými může přijít do styku (Cox et al., 2006). K tomuto účelu byl dříve zaveden výraz rasa. Rasa je sociálně strukturovaný mechanismus identifikace a příslušnosti ke skupině (Konigsberg et al., 2009). Nejčastěji je možné se setkat s rozdělením na tři rasy: mongoloidní, negroidní a kavkazoidní (Cartales, 2015). Přestože termín rasa je vědecky nesprávný a ve vědě nepoužívaný, často se vyskytuje v popisech databází hledaných a pohřešovaných osob. Důvodem je lepší srozumitelnost a pochopitelnost širokou veřejností. Ale není možné stanovit žádné hranice oddělující rasy od sebe, zvláště v době, kdy populace nejsou izolované a dochází k míšení. Proto je ve vědě užívanější termín původ (Kranioti et al., 2018)

Pro odhad původu existuje mnoho technik. Mezi základní patří morfoskopické, tedy nemetrické metody a morfometrické metody, které zahrnují klasickou morfometrii a geometrickou morfometrii (Hefner, 2009; L'Abbé et al., 2013; Spradley a Jantz, 2016). Morfoskopické metody spočívají v popisu kvalitativních neměřitelných znaků na lebce (viz obr. 10). Jejich hlavní nevýhodou je vysoká subjektivita a při posuzování míry exprese daných znaků velice záleží na zkušenostech pozorovatele (Hughes et al., 2011; Murphy a Garvin, 2017).

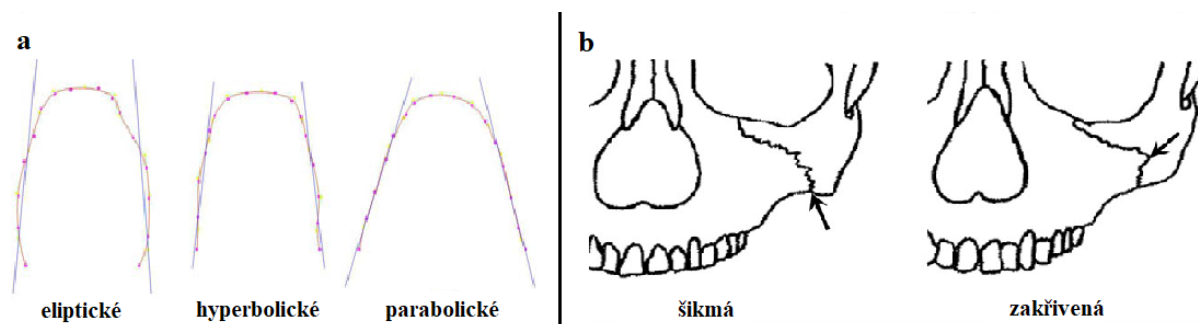


Obrázek 10.: Příklad aplikace morfoskopických metod při určování míry exprese *spina nasalis anterior*. 1 – nepatrná, 2 – střední, 3 – velká (upraveno podle Hefner, 2009).

Základem morfometrických metod je měření vzdáleností mezi jednotlivými antropometrickými body (Konigsberg et al., 2009; Lesciotto et al., 2016). Jedna z metod je geometrická morfometrie, která je založena na digitalizaci antropometrických bodů a jejich vzdáleností nebo zvýraznění jejich obrysů (Capple a Stephan, 2016; Konigsberg et al., 2009). Metrické metody, zvláště geometrická morfometrie, jsou objektivnější, a tedy více spolehlivé než morfoskopické metody, přestože jsou také závislé na zkušenostech pozorovatele (Maier et al., 2015). Na druhou stranu může být náročností analýz a dostupností technologií, kterými se data zpracovávají, omezena možnost použití v terénu.

Příkladem diskrétních znaků zkoumaných na mozkovně může být kost spánková, která je dobrým indikátorem původu. Její morfologické rozdíly lze použít nejen na odlišení vzdálených populací, ale také blízkých populací na úrovni relativně úzce příbuzných skupin. (Timbrell a Plomp, 2019). Z diskrétních znaků obličejové části lebky je odhad původu nejlépe proveditelný v oblasti středního obličeje. U evropských populací se na rozdíl od afrických populací objevuje například relativní absence prognatismu horní čelisti, velké, prominentní kosti nosní (*os nasale*) a prominentní brada (Capple a Stephan, 2016). Zkoumán je i tvar patra, přičemž parabolické patro je typické pro evropské populace, hyperbolické patro pro africké a elipsoidní patro pro asijské a původní Američany (viz obr. 11a) (Maier et al., 2015). Také rozdíly ve tvaru kosti lící (*os zygomaticum*) a jařmového oblouku (*arcus zygomaticus*) korelují s populační afinitou (Schlager a Rüdell, 2017). Prominentní kosti lící a jařmové oblouky jsou spojeny především s asijskými populacemi (Oettl et al., 2017). U těchto skupin vytváří vysoko posazené a anteriorně předsunuté kosti lící vzhled plochého obličeje a úzké šikmé oči (Hamilton, 2008). Dalším často zkoumaným znakem je směr *sutura zygomaticomaxillaris* (viz obr. 11b) (Sholts a Wärmlländer, 2012). Šikmá (angled) je typická pro polární oblast a Severní

Ameriku a zakřivená (curved) pro Afriku a původní australany. V Evropě a Asii je pak zastoupení obou typů téměř stejné. *Sutura zygomaticomaxillaris* je používána v Severní Americe pro odlišování původních Američanů od evropských a afrických populací, díky vysokému zastoupení šikmého typu (Maddux et al., 2015)



Obrázek 11.: a) Tvar patra (upraveno podle Maier et al., 2015), b) směr *sutura zygomaticomaxillaris* (upraveno podle Maddux et al., 2015).

6. Závěr

Endogenní a exogenní faktory působí na jednotlivé části lebky různou měrou (Djordjevic et al., 2016; Hubbe et al., 2009; Noback a Harvati, 2015b). Vývoj lebky závisí na modularitě a integraci lebky (Esteve-Altava et al., 2013; Klingenberg, 2008). Důsledkem toho, že se dílčí části lebky mohou měnit nezávisle na sobě nebo naopak v reakci na změnu jiné oblasti, mohou jednotlivé faktory působit na morfologii lebky různou silou a přesné určení míry vlivu prostředí a genetických faktorů je velmi složité (Bastir a Rosas, 2005; Martínez-Abadías et al., 2012; von Cramon-Taubadel, 2014).

Vliv genetické složky je obvykle vysvětlován dědivostí v úzkém smyslu a genetickými vzdálenostmi (Roseman a Weaver, 2004). Pod nejsilnější genetickou kontrolou je spodina lebeční a kost spánková (Reyes-Centeno et al., 2016; Smith, 2009). Naopak méně ovlivňuje morfologii obličejového skeletu, protože na něj působí značnou silou i vnější podmínky. Části lebky, které vykazují silnou korelaci s genetickými vzdálenostmi mohou dobře odrážet populační historii, a tudíž by mohly být použity jako náhrada za genetická data ve chvílích, kdy nejsou dostupná (Carson, 2006).

Exogenní faktory působí především na morfologii střední a dolní části obličeje včetně dolní čelisti (Noback et al., 2011; Toro-ibacache et al., 2015). Klima a zejména okolní teplota a vlhkost vzduchu působí na střední část obličeje, nejvíce na tvar nosní dutiny (Maddux et al., 2017b). Poměr povrch/objem sliznice nosní dutiny a doba po kterou vdechovaný vzduch proudí uvnitř dutiny je velice důležitý pro správné ohřívání a zvlhčování vdechovaného vzduchu, než se dostane do plic (Inthavong et al., 2007). Tuhost stravy naopak působí nejvýrazněji na dolní část obličeje, konkrétně na dolní čelist a žvýkácí svaly (Hoover a Williams, 2016; Noback a Harvati, 2015b).

Znalost vlivu prostředí a genetické korelace je důležitá pro odhad populační afinity ve forenzní antropologii (Hefner, 2009; Kranioti et al., 2018). Odhad původu při identifikaci kosterních pozůstatků podle morfologie lebky je používán v případech, kdy nejsou dostupná genetická data nebo nejsou známi příbuzní, se kterými by bylo možné porovnat DNA (Oettlé et al., 2017). Lebka je pro odhad nejvhodnější částí kostry, protože dobře odráží vliv vnějších a vnitřních faktorů a její morfologie je mezi populacemi značně variabilní (Musilová et al., 2019).

7. Seznam použité literatury

- Adams DC. 2016. Evaluating modularity in morphometric data: challenges with the RV coefficient and a new test measure. *Methods in Ecology and Evolution*, 7:565-572.
- Allen JA. 1877. The influence of physical conditions in the genesis of species. *Radical Review* 1:108–140.
- Agrawal KR, Lucas PW, Prinz JF, Bruce IC. 1997. Mechanical properties of foods responsible for resisting food breakdown in the human mouth. *Archives of Oral Biology*, 42:1-9.
- Basili C, Slavicek R, Tajima K, Sato S. 2009. A three-dimensional computerized tomography study of the relationship between cranial base angle and maxillofacial architecture in caucasian human skull. *International journal of stomatology & occlusion medicine*, 2:205-215.
- Bastir M, a Rosas A. 2005. Hierarchical nature of morphological integration and modularity in the human posterior face. *American Journal of Physical Anthropology*, 128:26-34.
- Baydaş B, Erdem A, Yavuz I, Ceylan I. 2007. Heritability of facial proportions and soft-tissue profile characteristics in Turkish Anatolian siblings. *American journal of orthodontics and dentofacial orthopedics*, 131:504-509.
- Beals KL. 1972. Head form and climatic stress. *American Journal of Physical Anthropology*, 37:85-92.
- Beals KL, Smith CL, Dodd SM. 1984. Brain size, cranial morphology, climate, and time machines [and comments and reply]. *Current Anthropology*, 25:301-330.
- Bergmann C. 1847. Über die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Größe. *Göttinger Studien* 3:595–708.
- Bharati S, Som S, Bharati P, Vasulu TS. 2001. Climate and head form in India. *American Journal of Human Biology: The Official Journal of the Human Biology Association*, 13:626-634.
- Bigoni L, Krajčůek V, Sládek V, Velemínský P, Velemínská J. 2013. Skull shape asymmetry and the socioeconomic structure of an early medieval central European society. *American journal of physical anthropology*, 150:349-364.
- Bigoni L, Velemínská J, Brůžek J. 2010. Three-dimensional geometric morphometric analysis

- of cranio-facial sexual dimorphism in a Central European sample of known sex. *Homo- Journal of Comparative Human Anthropology*, 61:16-32.
- Butaric LN. 2015. Differential scaling patterns in maxillary sinus volume and nasal cavity breadth among modern humans. *The Anatomical Record*, 298:1710-1721.
- Butaric LN, Maddux SD. 2016. Morphological covariation between the maxillary sinus and midfacial skeleton among sub-Saharan and circumpolar modern humans. *American journal of physical anthropology*, 160:483-497.
- Caple J, Stephan CN. 2016. Photo-realistic statistical skull morphotypes: new exemplars for ancestry and sex estimation in forensic anthropology. *Journal of forensic sciences*, 62:562-572.
- Carey JW, Steegmann Jr AT. 1981. Human nasal protrusion, latitude, and climate. *American Journal of Physical Anthropology*, 56:313-319.
- Carson EA. 2006. Maximum likelihood estimation of human craniometric heritabilities. *American Journal of Physical Anthropology: The Official Publication of the American Association of Physical Anthropologists*, 131:169-180.
- Cartales J. 2015. The potential conflict between forensic ethnic identification and societal interpretation in America. *PURE Insights*, 4:2.
- Cole P. 2000. Biophysics of nasal airflow: a review. *American journal of rhinology*, 14:245-250.
- Cordain L, Miller JB, Eaton SB, Mann N, Holt SH, Speth JD. 2000. Plant-animal subsistence ratios and macronutrient energy estimations in worldwide hunter-gatherer diets. *The American journal of clinical nutrition*, 71:682-692.
- Cox K, Tayles N, a Buckley H. 2006. Forensic Identification of “Race” The Issues in New Zealand. *Current Anthropology*, 47:869-874.
- von Cramon-Taubadel N. 2009. Congruence of individual cranial bone morphology and neutral molecular affinity patterns in modern humans. *American Journal of Physical Anthropology: The Official Publication of the American Association of Physical Anthropologists*, 140:205-215.
- von Cramon-Taubadel N. 2011. Global human mandibular variation reflects differences in

- agricultural and hunter-gatherer subsistence strategies. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108:19546-19551.
- von Cramon-Taubadel N. 2014. Evolutionary insights into global patterns of human cranial diversity: population history, climatic and dietary effects. *Journal of Anthropological Sciences*, 92:43-77.
- Crognier E. 1981. Climate and anthropometric variations in Europe and the Mediterranean area. *Annals of Human Biology*, 8:99-107.
- Djordjevic J, Jadallah M, Zhurov AI, Toma AM, Richmond S. 2012. Three-dimensional analysis of facial shape and symmetry in twins using laser surface scanning. *Orthodontics & craniofacial research*, 16:146-160.
- Djordjevic J, Zhurov AI, Richmond S. 2016. Genetic and environmental contributions to facial morphological variation: a 3D population-based twin study. *PloS one*, 11:e0162250.
- Ermakov S, Rosenbaum MG, Malkin I, Livshits G. 2010. Family-based study of association between ENPP1 genetic variants and craniofacial morphology. *Annals of human biology*, 37:754-766.
- Esteve-Altava B, Marugán-Lobón J, Botella H, Bastir M, Rasskin-Gutman D. 2013. Grist for Riedl's mill: a network model perspective on the integration and modularity of the human skull. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, 320:489-500.
- Evteev A, Anikin A, Satanin L. 2018. Midfacial growth patterns in males from newborn to 5 years old based on computed tomography. *American Journal of Human Biology*, 30:e23132.
- Evteev AA, Movsesian AA, a Grosheva AN. 2017. The association between mid-facial morphology and climate in northeast Europe differs from that in north Asia: Implications for understanding the morphology of Late Pleistocene *Homo sapiens*. *Journal of human evolution*, 107:36-48.
- Evteev A, Cardini AL, Morozova I, O'Higgins P. 2014. Extreme climate, rather than population history, explains mid-facial morphology of Northern Asians. *American journal of physical anthropology*, 153:449-462.
- Fernandes CL. 2004. Forensic ethnic identification of crania: the role of the maxillary sinus: a

- new approach. *The American journal of forensic medicine and pathology*, 25: 302-313.
- Fetter V, Prokopec M, Suchý J, Titelbachová S. 1967. *Antropologie*. Praha: Academia, nakladatelství Československé akademie věd.
- Franklin D, Freedman L, Milne N, Oxnard CE. 2007. Geometric morphometric study of population variation in indigenous southern African crania. *American Journal of Human Biology*, 19:20-33.
- Franklin D, Cardini A, Flavel A, Kuliukas A. 2013. Estimation of sex from cranial measurements in a Western Australian population. *Forensic science international*, 232:153-153.
- Friede H. 1981. Normal development and growth of the human neurocranium and cranial base. *Scandinavian journal of plastic and reconstructive surgery*, 15:163-169.
- Fukase H, Ito T, Ishida H. 2016. Geographic variation in nasal cavity form among three human groups from the Japanese Archipelago: Ecogeographic and functional implications. *American Journal of Human Biology*, 28:343-351.
- Gionhaku N, Lowe AA. 1989. Relationship between jaw muscle volume and craniofacial form. *Journal of Dental Research*, 68:805-809.
- González-José R, Van der Molen S, González-Pérez E, Hernandez M. 2004. Patterns of phenotypic covariation and correlation in modern humans as viewed from morphological integration. *American Journal of Physical Anthropology*, 123:69-77.
- Gunas I, Shinkaruk-Dykovytska MM, Kotsyura OO, Orlovskiy VO, Dmytrenko SV, Shayuk AV, Glushak AA. 2017. Differences of craniotype distribution and types of face among apparently healthy men from different regions of Ukraine. *Folia morphologica*, 76:473-477.
- Gyenis G, Gárdos É, Joubert K. 2003. The effect of socio-demographic and genetic factors on head indices. *Anthropologie*, 41:105-114.
- Hallgrímsson B, Lieberman DE, Liu W, Ford-Hutchinson AF, a Jirik FR. 2007. Epigenetic interactions and the structure of phenotypic variation in the cranium. *Evolution & development*, 9:76-91.
- Hallgrímsson B, Mio W, Marcucio RS, Spritz R. 2014. Let's face it—complex traits are just not

- that simple. *PLoS genetics*, 10:e1004724.
- Hamilton A. (2008). Taxonomic approaches to race. *Occidental Q*, 8:11-36.
- Hanida S, Mori F, Kumahata K, Watanabe M, Ishikawa S, Matsuzawa T. 2013. Influence of latent heat in the nasal cavity. *Journal of biomechanical science and engineering*, 8:209-224.
- Harvati K, Weaver TD. 2006. Human cranial anatomy and the differential preservation of population history and climate signatures. *The Anatomical Record Part A: Discoveries in Molecular, Cellular, and Evolutionary Biology: An Official Publication of the American Association of Anatomists*, 288:1225-1233.
- Hawkes K, Hill K, O'Connell JF. 1982. Why hunters gather: optimal foraging and the Ache of eastern Paraguay. *American Ethnologist*, 9:379-398.
- Hefner JT. 2009. Cranial nonmetric variation and estimating ancestry. *Journal of forensic sciences*, 54:985-995.
- Holton N, Yokley T, Butaric L. 2013. The morphological interaction between the nasal cavity and maxillary sinuses in living humans. *The Anatomical Record*, 296:414-426.
- Hoover KC, Williams FLE. 2016. Variation in regional diet and mandibular morphology in prehistoric Japanese hunter–gatherer–fishers. *Quaternary international*, 405:101-109.
- Hossain MG, Lestrel PE, Ohtsuki F. 2005. Secular changes in head dimensions of Japanese adult male students over eight decades. *Homo*, 55:239-250.
- Hoskens H, Li J, Indencleef K, Gors D, Larmuseau MH, Richmond S, Zhurov AI, Hens G, Peeters H, Claes P. 2018. Spatially Dense 3D Facial Heritability and Modules of Co-heritability in a Father-Offspring Design. *Frontiers in genetics*, 9.
- Hubbe M, Hanihara T, Harvati K. 2009. Climate signatures in the morphological differentiation of worldwide modern human populations. *The Anatomical Record: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology*, 292:1720-1733.
- Hughes CE, Juarez CA, Hughes TL, Galloway A, Fowler G, Chacon S. 2011. A simulation for exploring the effects of the “trait list” method’s subjectivity on consistency and accuracy of ancestry estimations. *Journal of forensic sciences*, 56:1094-1106.
- Ibrov A, Dupej J, Stransk P, Velemnsk P, Polcek L, Velemnsk J. 2017. Facial skeleton

- asymmetry and its relationship to mastication in the Early Medieval period (Great Moravian Empire, Mikulčice, 9th–10th century). *Archives of oral biology*, 84: 64-73.
- Inthavong K, Tian ZF, Tu JY. 2007. CFD simulations on the heating capability in a human nasal cavity.
- Jelenkovic A, Poveda A, Susanne C, Rebato E. 2008. Contribution of genetics and environment to craniofacial anthropometric phenotypes in Belgian nuclear families. *Human biology*, 80:637-655.
- Johannsdottir B, Thorarinsson F, Thordarson A, Magnusson TE. 2005. Heritability of craniofacial characteristics between parents and offspring estimated from lateral cephalograms. *American journal of orthodontics and dentofacial orthopedics*, 127:200-207.
- Kaifu Y. 2000. Temporal changes in corpus thickness of the Japanese mandibles. *Bull Natl Sci Mus Ser D*, 26:39-44.
- Katz DC, Grote MN, Weaver TD. 2016. A mixed model for the relationship between climate and human cranial form. *American journal of physical anthropology*, 160:593-603.
- Katz DC, Grote MN, Weaver TD. 2017. Changes in human skull morphology across the agricultural transition are consistent with softer diets in preindustrial farming groups. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114:9050-9055.
- Kean MR, Houghton P. 1990. Polynesian face and dentition: functional perspective. *American journal of physical anthropology*, 82:361-369.
- Keck T, Leiacker R, Riechelmann H, Rettinger G. 2000. Temperature profile in the nasal cavity. *The Laryngoscope*, 110:651-654.
- Kim E, Sung J, Song YM, Chae HS, Mo SS, Kim YH, Baek SH. 2018. Heritability of facial skeletal and dental characteristics of monozygotic and dizygotic twins using cephalometric analysis and Falconer's method. *Journal of Craniofacial Surgery*, 29.
- Klales AR, Kenyhercz MW. 2015. Morphological assessment of ancestry using cranial macromorphoscopies. *Journal of forensic sciences*, 60:13-20.
- Klingenberg CP. 2008. Morphological integration and developmental modularity. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 39:115-132.

- Konigsberg LW, Algee-Hewitt BF, Steadman DW. 2009. Estimation and evidence in forensic anthropology: sex and race. *American Journal of Physical Anthropology*, 139:77-90.
- Kouchi M. 2000. Brachycephalization in Japan has ceased. *American Journal of Physical Anthropology: The Official Publication of the American Association of Physical Anthropologists*, 112:339-347.
- Kranioti EF, García-Donas JG, Can IO, Ekizoglu O. 2018. Ancestry estimation of three Mediterranean populations based on cranial metrics. *Forensic science international*, 286.
- L'Abbé EN, Kenyhercz M, Stull KE, Keough N, Nawrocki S. 2013. Application of Fordisc 3.0 to explore differences among crania of North American and South African blacks and whites. *Journal of forensic sciences*, 58:1579-1583.
- Lesciotto KM, Cabo LL, Garvin HM. 2016. A morphometric analysis of prognathism and evaluation of the gnathic index in modern humans. *Homo*, 67:294-312.
- Lieberman DE, Krovitz GE, Yates FW, Devlin M, Claire MS. 2004. Effects of food processing on masticatory strain and craniofacial growth in a retrognathic face. *Journal of human evolution*, 46:655-677.
- Lieberman DE, Wood BA, Pilbeam DR. 1996. Homoplasy and early Homo: an analysis of the evolutionary relationships of *H. habilis sensu stricto* and *H. rudolfensis*. *Journal of Human Evolution*, 30:97-120.
- Liener K, Leiacker R, Lidemann J, Rettinger G, Keck T. 2003. Nasal mucosal temperature after exposure to cold, dry air and hot, humid air. *Acta oto-laryngologica*, 123:851-856.
- Little BB, Buschang PH, Peña Reyes ME, Tan SK, Malina RM. 2006. Craniofacial dimensions in children in rural Oaxaca, southern Mexico: secular change, 1968–2000. *American Journal of Physical Anthropology: The Official Publication of the American Association of Physical Anthropologists*, 131:127-136.
- Luther F. 1993. A cephalometric comparison of medieval skulls with a modern population. *The European Journal of Orthodontics*, 15:315-325.
- Maddux SD, Sporleder AN, Burns CE. 2015. Geographic variation in zygomaxillary suture morphology and its use in ancestry estimation. *Journal of forensic sciences*, 60:966-973.
- Maddux SD, Butaric LN. 2017a. Zygomaticomaxillary Morphology and Maxillary Sinus Form

- and Function: How Spatial Constraints Influence Pneumatization Patterns among Modern Humans. *The Anatomical Record*, 300:209-225.
- Maddux SD, Butaric LN, Yokley TR, Franciscus RG. 2017b. Ecogeographic variation across morphofunctional units of the human nose. *American journal of physical anthropology*, 162:103-119.
- Maddux SD, Yokley TR, Svoma BM, Franciscus RG. 2016. Absolute humidity and the human nose: A reanalysis of climate zones and their influence on nasal form and function. *American journal of physical anthropology*, 161:309-320.
- Maier CA, Zhang K, Manhein MH, Li X. 2015. Palate Shape and Depth: A Shape-Matching and Machine Learning Method for Estimating Ancestry from Human Skeletal Remains. *Journal of forensic sciences*, 60:1129-1134.
- Martínez-Abadías N, Esparza M, Sjøvold T, González-José R, Santos M, Hernández M. 2009. Heritability of human cranial dimensions: comparing the evolvability of different cranial regions. *Journal of Anatomy*, 214:19-35.
- Martínez-Abadías N, Esparza M, Sjøvold T, González-José R, Santos M, Hernández M, Klingenberg CP. 2012. Pervasive genetic integration directs the evolution of human skull shape. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 66:1010-1023.
- McDowell JL, L'Abbé EN, Kenyhercz MW. 2012. Nasal aperture shape evaluation between black and white South Africans. *Forensic science international*, 222.
- Mitteroecker P, Bookstein F. 2008. The evolutionary role of modularity and integration in the hominoid cranium. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 62:943-958.
- Murphy RE, Garvin HM. 2018. A morphometric outline analysis of ancestry and sex differences in cranial shape. *Journal of forensic sciences*, 63:1001-1009.
- Musilová B, Dupej J, Brůžek J, Bejdová Š, Velemínská J. 2019. Sex and ancestry related differences between two Central European populations determined using exocranial meshes. *Forensic science international*, 297:364-369.
- Mydlová M, Dupej J, Koudelová J, Velemínská J. 2015. Sexual dimorphism of facial appearance in ageing human adults: a cross-sectional study. *Forensic science international*, 257.

- Naftali S, Rosenfeld M, Wolf M, Elad D. 2005. The air-conditioning capacity of the human nose. *Annals of biomedical engineering*, 33:545-553.
- Newman ME. 2006. Modularity and community structure in networks. *Proceedings of the national academy of sciences*, 103:8577-8582.
- Nicholson E, Harvati K. 2006. Quantitative analysis of human mandibular shape using three-dimensional geometric morphometrics. *American Journal of Physical Anthropology: The Official Publication of the American Association of Physical Anthropologists*, 131:368-383.
- Noback ML, Harvati K. 2015a. Covariation in the human masticatory apparatus. *The anatomical record*, 298:64-84.
- Noback ML, Harvati K. 2015b. The contribution of subsistence to global human cranial variation. *Journal of Human Evolution*, 80:34-50.
- Noback ML, Harvati K, Spoor F. 2011. Climate-related variation of the human nasal cavity. *American journal of physical anthropology*, 145:599-614.
- Nowaczewska W, Dąbrowski P, Kuźmiński Ł. 2011. Morphological adaptation to climate in modern *Homo sapiens* crania: the importance of basicranial breadth. *Collegium antropologicum*, 35:625-636.
- Oettlé AC, Demeter FP, L'Abbé EN. 2017. Ancestral Variations in the Shape and Size of the Zygoma. *The Anatomical Record*, 300:196-208.
- Paschetta C, de Azevedo S, Castillo L, Martínez-Abadías N, Hernández M, Lieberman DE, González-José R. 2010. The influence of masticatory loading on craniofacial morphology: A test case across technological transitions in the Ohio valley. *American Journal of Physical Anthropology: The Official Publication of the American Association of Physical Anthropologists*, 141:297-314.
- Perez SI, Lema V, Diniz-Filho JAF, Bernal V, Gonzalez PN, Gobbo D, Pucciarelli HM. 2011. The role of diet and temperature in shaping cranial diversification of South American human populations: an approach based on spatial regression and divergence rate tests. *Journal of Biogeography*, 38:148-163.
- Perez SI, Monteiro LR. 2009. Nonrandom factors in modern human morphological diversification: a study of craniofacial variation in southern South American

- populations. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 63:978-993.
- Plemons A, Hefner JT. 2016. Ancestry estimation using macromorphoscopic traits. *Academic Forensic Pathology*, 6:400-412.
- Rando C, Hillson S, Antoine D. 2014. Changes in mandibular dimensions during the mediaeval to post-mediaeval transition in London: A possible response to decreased masticatory load. *Archives of oral biology*, 59:73-81.
- Reyes-Centeno H, Ghirotto S, Harvati K. 2016. Genomic validation of the differential preservation of population history in modern human cranial anatomy. *American journal of physical anthropology*, 162:170-179.
- Roseman CC, Weaver TD. 2004. Multivariate apportionment of global human craniometric diversity. *American Journal of Physical Anthropology: The Official Publication of the American Association of Physical Anthropologists*, 125:257-263.
- Ross C, Henneberg M. 1995. Basicranial flexion, relative brain size, and facial kyphosis in *Homo sapiens* and some fossil hominids. *American Journal of Physical Anthropology*, 98:575-593.
- Sardi ML, Novellino PS, Pucciarelli HM. 2006. Craniofacial morphology in the Argentine Center-West: consequences of the transition to food production. *American Journal of Physical Anthropology: The Official Publication of the American Association of Physical Anthropologists*, 130:333-343.
- Savoye I, Loos R, Carels C, Derom C, Vlietinck R. 1998. A genetic study of anteroposterior and vertical facial proportions using model-fitting. *The Angle Orthodontist*, 68:467-470.
- Shea BT. 1977. Eskimo craniofacial morphology, cold stress and the maxillary sinus. *American journal of physical anthropology*, 47:289-300.
- Shiau YY, Peng CC, Hsu CW. 1999. Evaluation of biting performance with standardized test-foods. *Journal of oral rehabilitation*, 26:447-452.
- Sholts SB, Walker PL, Kuzminsky SC, Miller KW, Wärmländer SK. 2011. Identification of group affinity from cross-sectional contours of the human midfacial skeleton using digital morphometrics and 3D laser scanning technology. *Journal of forensic sciences*, 56:333-338.

- Sholts SB, Wärmländer SK. 2012. Zygomaticomaxillary suture shape analyzed with digital morphometrics: reassessing patterns of variation in American Indian and European populations. *Forensic science international*, 217.
- Schlager S, Rüdell A. 2017. Sexual dimorphism and population affinity in the human zygomatic structure—comparing surface to outline data. *The Anatomical Record*, 300:226-237.
- Smit DJ, Luciano M, Bartels M, Van Beijsterveldt CE, Wright MJ, Hansell NK, Brunner HG, Estourgie-van Burk GF, de Geus EJC, Martin NG, Boomsma DI. 2010. Heritability of head size in Dutch and Australian twin families at ages 0–50 years. *Twin Research and Human Genetics*, 13:370-380.
- Smith HF. 2009. Which cranial regions reflect molecular distances reliably in humans? Evidence from three-dimensional morphology. *American Journal of Human Biology: The Official Journal of the Human Biology Association*, 21:36-47.
- Smith HF. 2011. The role of genetic drift in shaping modern human cranial evolution: a test using microevolutionary modeling. *International journal of evolutionary biology*, 2011.
- Smith HF, Terhune CE, Lockwood CA. 2007. Genetic, geographic, and environmental correlates of human temporal bone variation. *American Journal of Physical Anthropology*, 134:312-322.
- Song J, Chae HS, Shin JW, Sung J, Song YM, Baek SH, Kim YH. 2019. Influence of heritability on craniofacial soft tissue characteristics of monozygotic twins, dizygotic twins, and their siblings using Falconer's method and principal components analysis. *The Korean Journal of Orthodontics*, 49:3-11.
- Spradley KM, Jantz RL. 2016. Ancestry estimation in forensic anthropology: geometric morphometric versus standard and nonstandard interlandmark distances. *Journal of forensic sciences*, 61:892-897.
- Stull KE, Kenyhercz MW, L'Abbé EN. 2014. Ancestry estimation in South Africa using craniometrics and geometric morphometrics. *Forensic science international*, 245.
- Šidlauskas M, Šalomskienė L, Andriuškevičiūtė I, Šidlauskienė M, Labanauskas Ž, Vasiliauskas A, Kupčinskas L, Juzėnas S, Šidlauskas A. 2015. Heritability of mandibular cephalometric variables in twins with completed craniofacial growth. *European journal of orthodontics*, 38:493-502.

- Timbrell L, Plomp KA. 2019. Using the shape of the basicranial portion of the temporal bone to distinguish between relatively closely-related human populations. *Journal of Archaeological Science: Reports*, 26.
- Tineshev S, Dimov I. 2013. Cephalometric characteristics of children and adolescents from the Eastern Rhodope region-Bulgaria. *Glasnik Antropološkog društva Srbije*, 43-47.
- Toro-Ibacache V, Zapata Muñoz V, O'Higgins P. 2016. The relationship between skull morphology, masticatory muscle force and cranial skeletal deformation during biting. *Annals of Anatomy-Anatomischer Anzeiger*, 203:59-68.
- Toro-Ibacache V, Zapata Muñoz V, O'Higgins P. 2015. The Predictability from Skull Morphology of Temporalis and Masseter Muscle Cross-Sectional Areas in Humans. *The Anatomical Record*, 298:1261-1270.
- Tubbs RS, Bosmia AN, Cohen-Gadol AA. 2012. The human calvaria: a review of embryology, anatomy, pathology, and molecular development. *Child's Nervous System*, 28:23-31.
- Uchida Y, Motoyoshi M, Shigeeda T, Shinohara A, Igarashi Y, Sakaguchi M, Shimizu N. 2011. Relationship between masseter muscle size and maxillary morphology. *The European Journal of Orthodontics*, 33:654-659.
- Urban JE, Weaver AA, Lillie EM, Maldjian JA, Whitlow CT, Stitzel JD. 2016. Evaluation of morphological changes in the adult skull with age and sex. *Journal of anatomy*, 229:838-846.
- Varrela J. 1990. Effects of attritive diet on craniofacial morphology: a cephalometric analysis of a Finnish skull sample. *The European Journal of Orthodontics*, 12:219-223.
- Vig PS, Hewitt AB. 1975. Asymmetry of the human facial skeleton. *The Angle Orthodontist*, 45:125-129.
- Williams BA, Rogers TL. 2006. Evaluating the accuracy and precision of cranial morphological traits for sex determination. *Journal of forensic sciences*, 51:729-735.